第 38 卷第 5 期 2018 年 3 月 | 生 态 学 报 ACTA ECOLOGICA SINICA | Vol.38,No.5 Mar.,2018

DOI: 10.5846/stxb201702160259
孙帅,张小晶,刘金平,游明鸿,郭碧花.遮阴和干旱对荩草生理代谢及抗性系统影响的协同作用.生态学报,2018,38(5):1770-1779.
Sun S, Zhang X J, Liu J P, You M H, Guo B H.Synergistic effects of shade and drought on the physiological metabolism and resistance system of *Arthraxon hispidus*.Acta Ecologica Sinica,2018,38(5):1770-1779.

遮阴和干旱对荩草生理代谢及抗性系统影响的协同作用

孙 帅[1],张小晶[1],刘金平[1,*],游明鸿[2],郭碧花[1]
1 西华师范大学生命科学学院,南充 637009
2 四川省草原科学研究院,成都 611731

摘要:引进草种在亚热带边坡草坪上常遭遇遮阴和干旱,造成草坪退化甚至死亡。以具有边坡草坪开发价值的本土植物野生荩草为材料,设置 5 种遮阴度和 4 种干旱度交互形成 20 种协同处理,研究遮阴和干旱对荩草生理代谢及抗性系统影响的协同作用。结果表明,荩草具有极强的耐阴和抗旱潜力,可通过光合策略、代谢策略、抗性策略使植株逐步适应或应对生境胁迫,在重度遮阴或干旱下仍可存活。遮阴或干旱对荩草光合作用、物质代谢、抗氧化酶系统和细胞膜完整性有极显著影响。遮阴和干旱对荩草光合指标、代谢指标、抗性指标和受伤害指标有显著协同作用。*Pn* 主要受遮阴影响,*Gs* 主要受干旱影响,适度遮阴和干旱协同处理可提高荩草光合能力。干旱对荩草物质代谢的影响大于遮阴,氮代谢比糖代谢和呼吸作用受干旱或遮阴的影响更大,适度遮阴和干旱协同作用可改变荩草代谢水平。遮阴、干旱对抗氧化酶活性的影响不同,遮阴和干旱对 POD 有显著协同作用,对 SOD 和 CAT 有极显著协同影响,适度遮阴和干旱协同作用可提高荩草抗氧化酶活性。遮阴、干旱对细胞膜伤害性物质的含量影响不同,遮阴和干旱对 SP 含量无协同作用,对 Pro、H_2O_2和 MDA 含量有显著协同作用,协同作用增加了荩草细胞膜受伤害的风险。遮阴和干旱对生理代谢及抗性系统影响的协同作用,提高了荩草的抗逆潜力和生态适应能力。

关键词:荩草;光合作用;新陈代谢;抗氧化酶;生长策略

Synergistic effects of shade and drought on the physiological metabolism and resistance system of *Arthraxon hispidus*

SUN Shuai[1], ZHANG Xiaojing[1], LIU Jinping[1,*], YOU Minghong[2], GUO Bihua[1]
1 *School of Life Sciences, China West Normal University, Nanchong* 637009, *China*
2 *Sichuan Academy of Grassland Sciences, Chengdu* 611731, *China*

Abstract: In the present study, wild *Arthraxon hispidus*, a plant with potential uses in sloped lawn development, was used as the test material and was subjected to 20 factorial treatments with five shade gradients (0, 10%, 30%, 50%, and 70%) and four drought gradients (enough moisture (W0), mild drought (W1), moderate drought (W2), and severe drought (W3)). After a 36 day treatment, the following indices were determined: (1) photosynthetic parameters, including photosynthetic rate (*Pn*), transpiration rate (*Tr*), intercellular CO_2 concentration (*Ci*), and porosity (*Gs*); (2) antioxidant enzyme system parameters including superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), and catalase (CAT); (3) parameters associated with metabolism, including soluble sugar (SS), acetic acid (PA), and nitrate reductase (NR) activity; and (4) parameters associated with cell membrane damage, including malondialdehyde (MDA), proline (Pro), soluble protein (SP), and hydrogen peroxide (H_2O_2). The objective of the study was to analyze the synergistic effects of

基金项目:四川省科技支撑计划(2011NZ0064);西华师范大学国家一般培育(17C046)
收稿日期:2017-02-16; **网络出版日期:**2017-11-21
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: jpgg2000@163.com

shade and drought on the physiology, biochemistry, and resistance system of *A. hispidus*. The results showed that shade, drought, and their interaction had a significant effect on photosynthetic physiology ($P < 0.05$). Shade was the main factor affecting *Pn*, whereas drought was the main factor affecting *Gs*, *Ci*, and *Tr*. Shade gradients of 30% or less alleviated the extent of reduction of *Pn*, *Tr*, *Ci*, *and Gs* caused by drought. The synergistic effect of shade and drought on the photosynthetic parameters decreased in the order *Tr* > *Ci* > *Pn* > *Gs*. Shade, drought, and their interaction also had a significant effect on SS, PA, and NR ($P < 0.05$). Drought was the main factor affecting metabolism, followed by the interaction and shade alone. The SS and PA content decreased and increased, respectively, with increasing shade gradient, whereas they both increased with the increasing degree of drought. NR activity was the most affected by drought and shade stress. Their synergistic effects on the parameters associated with metabolism decreased in the order PA > NR > SS. Shade, drought, and their interaction also had a significant effect on the antioxidant enzyme system ($P < 0.05$). With an increasing degree of shade or drought, the resistance index first significantly increased, and then significantly decreased. Drought was the main factor affecting the resistance index, followed by shade and their interaction. Shade gradients in the range 10%—30% increased the resistance index under moderate drought and increased SOD and POD activity under severe drought. The synergistic effect of shade and drought on the antioxidant enzymes decreased in the order CAT > SOD > POD. Shade, drought, and their interaction also had a significant effect on the membrane damage indices ($P < 0.05$). Drought had a greater effect on H_2O_2, Pro, and SP than did shade, whereas shade had a greater effect on MDA than did drought. Shade and drought had no synergistic effect on SP, a significant synergistic effect on Pro ($P < 0.05$), and a highly significant synergistic effect on H_2O_2 and MDA ($P < 0.01$). Thus, synergistic effects of shade and drought improved the photosynthetic capacity, metabolic rate, and resistance potential of *A. hispidus*, which may increase the ecological adaptability of *A. hispidus*.

Key Words: *Arthraxon hispidus*; photosynthesis; metabolism; antioxidant enzymes; growth strategy

紫色土丘陵区属典型的亚热带季风性湿润气候,该区土壤发育时间短、土质松散、土层薄、土壤贫瘠、可溶性盐含量较高,受地形地势、日照、温度、降雨等自然因子影响,是侵蚀度仅次于黄土高原的极易水土流失的生态脆弱区[1]。受过度耕作、工业发展、开山修路、地产开发等人类活动影响,原有植被频遭破坏,形成了大量的裸露边坡,边坡土壤与基岩粘结性能差、抗蚀能力弱,崩解风化速度快,水土流失极为严重,易由面蚀发展为沟蚀[2]。为了恢复植被、提升边坡景观效果和水土保持能力,常通过工程技术、客土喷播技术、挂网技术,建植固土护坡草坪,进行边坡治理与生态重建。引进的暖季型草坪草枯黄期长达 100d 左右,为实现四季常绿的造景效果,常采用冷季型草坪草建植单一或混播边坡草坪。由于夏季高于 35℃的酷热天气频现,8 月绝对高温常超过 40℃[3],冷季型草坪草夏眠严重,且水热同期致高温高湿常引发严重病害,使引进草种面临巨大生存风险。加之边坡草坪养护成本高、难度大,仅 2—5 年草坪退化殆尽[4],难以起到植被恢复和景观构建的预期效果,造成人力物力浪费的同时,引进草种还会带来潜在的生态危机。目前建植集绿化、观赏和固土功能一体的边坡草坪时,受建坪目的、立地条件和养护技术限制,几无合适引进草种可供选择。所以,筛选、培育具有极强适应能力和抗逆性的本土固土护坡草坪植物,是急需解决的实际问题。开发利用丰富的野生乡土草坪植物资源,是该区绿化、美化事业和生态治理的可持续发展的必由之路。

荩草[*Arthraxon hispidus*(Thunb.)Makino.]为紫色土丘陵区常见的禾本科荩草属一年或多年生草本乡土植物,别名竹叶草、绿竹、马耳草和中亚荩草等,有药用、饲用、染用和绿化价值。荩草野生资源丰富、生态型多、生长期长、生长速度快和再生性好,有广泛生态适应[3],具株秆细而硬、多分枝、基部倾斜、着地后节易生根等特点。有极强的繁殖能力,通过种子自播和无性拓展常入侵退化边坡草坪,逐渐成为优势种。有极强的耐贫瘠能力,甚至在大于 70°断面坡上形成局部单一种群,在固土护坡草坪建植及生物修复方面有巨大开发潜力[5]。目前仅对荩草适应性和耐阴性进行了浅显分析[6-7],开展荩草生态学特点及开发利用途径研究,对

植物资源保护与利用、生态环境治理、绿化草种选育及中草药持续性开发具有重要意义。

因立地条件和乔灌草结合的配置模式,边坡草坪常受遮阴和干旱胁迫。遮阴和干旱使光和水分资源分配失衡,草坪植物的生理代谢及抗性系统对立地条件的响应能力,必将影响植株的生长发育、能量积累和扩繁能力,决定着草坪外观质量、景观价值及寿命长短。本研究将荩草幼苗放置于5种遮阴度和4种干旱度交互形成的20个处理中,研究光照和水分变化对荩草生理代谢和抗性系统的影响,分析荩草的抗逆潜力和生态学特点,以期为野生荩草以边坡草坪开发利用提供依据。拟回答以下科学问题:(1)荩草光合生理对遮阴和干旱胁迫如何响应?(2)荩草糖代谢、氮代谢和呼吸作用对遮阴和干旱胁迫的如何应对?(3)荩草抗氧化酶系统对遮阴和干旱胁迫如何启动?(4)荩草细胞膜伤害程度对遮阴和干旱胁迫如何变化?

1 材料和方法

1.1 试验材料

以四川省南充市顺庆区的荩草(*Arthraxon hispidus*)为材料。在野生荩草种群内,选取当年生健壮匍匐茎,剪取基部茎段,去除次生根,选含2节、节间4cm、长约6cm为插穗,置阴凉处保湿备用。

以营养土:紫色土1:3为基质,除杂、晾晒、消毒、拌匀后,每盆2.5kg装于口径20cm,高28cm的花盆中,浇水沉降稳定后,细平整表层进行扦插。共60盆,每盆10插穗,在室温约27℃、相对湿度约30%的通风条件下养护管理。

1.2 试验设计

养护1月后,以生长健壮、长势一致、2片真叶为标准,每盆5株定苗。以自然光为基础,借助有效辐射计(GLZ-C),用遮阴网围成六面体遮阴罩,设置0、10%、30%、50%、70%等5个遮阴梯度;在自然蒸发下,用土壤含水量测定仪(TDR300)测浇水515mL/盆(饱和持水量)24、96、192h和288h后,土壤水分分别为饱和含水量的81.75%、65.18%、43.64%和27.88%基础上,设每24、96、192h和288h浇水515mL/盆为水分充足(W0)、轻度干旱(W1)、中度干旱(W2)、重度干旱(W3)4个水分梯度;60盆分为20个遮阴和水肥协同处理组,每组3盆,共15株。置1.5m高钢架,遮阴罩高出盆面50cm培养。处理36d后,进行下列测定。

1.3 测定指标

光合指标测定:用LI-6400光合仪,LED-红蓝光源叶室,自然光源下(约330Lux),每处理随机选取成熟叶片,测净光合速率(*Pn*),气孔导度(*Gs*),胞间CO_2浓度(*Ci*)和蒸腾速率(*Tr*)等光合参数,每点连续采集3个值,3次重复。

代谢指标测定:用"苏州科铭生物有限公司"生产的试剂盒[8],测定可溶性糖(SS)、丙酮酸(PA)含量和硝酸还原酶(NR)活性。

抗性指标测定[9]:超氧化物歧化酶(SOD)活性测定采用氮蓝四唑(NBT)光化还原法,过氧化物酶(POD)活性测定采用愈创木酚法,过氧化氢酶(CAT)活性测定紫外吸收法。

受伤害指标测定[9]:丙二醛(MDA)采用硫代巴比妥酸(TBA)法,脯氨酸(Pro)采用酸性茚三酮法,可溶性蛋白(SP)含量测定采用考马斯亮蓝G—250染色法,过氧化氢(H_2O_2)含量采用钼酸法。

1.4 数据分析

用SAS 10.0软件对所有数据进行方差分析和析因分析,并用Duncan法对各参数进行0.05水平显著性检验。

2 结果与分析

2.1 遮阴和干旱对光合指标的影响

遮阴、干旱和协同作用对*Pn*、*Tr*、*Ci*和*Gs*均有显著影响($P<0.05$)(表1)。遮阴下,*Pn*、*Tr*和*Gs*随遮阴度增加表现出先增后减。10%遮阴显著增加*Tr*和*Gs*,显著降低*Ci*。30%遮阴*Pn*、*Tr*和*Gs*均达最大值,*Ci*达最

小值。≥50%遮阴使 *Pn*、*Tr* 和 *Gs* 显著降低,*Ci* 达最大值。70%遮阴时 *Pn*、*Tr* 和 *Gs* 分别仅为 30%的 27.18%、36.51%和 39.61%,仅为 W0-0 时的 44.07%、78.11%、60.70%。

干旱下,*Ci* 和 *Tr* 随干旱度增加逐步下降,*Pn* 和 *Gs* 先增后减。W1 时 *Tr* 显著低于 W0,*Pn* 和 *Gs* 显著大于 W0。W2 和 W3 下 *Pn*、*Tr*、*Ci* 和 *Gs* 显著低于 W0 和 W1。W3 下 *Pn*、*Tr*、*Ci* 和 *Gs* 仅为 W0 时的 37.44%、53.25%、13.59 和 57.64。

遮阴和干旱对光合参数有显著的协同作用($P<0.05$)(表 1)。≤30%遮阴可缓解干旱使 *Pn*、*Tr*、*Ci*、*Gs* 下降的影响,>30%遮阴则加重干旱对光合参数的影响。干旱可减弱或加重遮阴的影响,W1 对 10%遮阴下的 *Ci* 有显著提升作用,W2 显著提升 10%遮阴下 *Pn*。W1 使遮阴下 *Tr* 显著下降。干旱越重对遮阴下光合参数的协同作用越大,W3+70%的光合参数仅为 W0+0 的 20%左右。

表 1　遮阴和干旱对光合指标的影响

Table 1　Effect of different shading and drought on photosynthetic parameters

指标 Index	干旱度 Drought stress	遮阴度 Shade degree/% 0	10	30	50	70
光合速率/(μmol m^{-2} s^{-1})	W0	6.49±0.56Bbc	7.26±1.15Cb	10.52±0.75Aa	5.16±0.38Ac	2.86±0.79Bd
Photosynthetic rate (*Pn*)	W1	7.56±0.54Ab	10.29±0.62Aa	9.58±2.00Aa	4.14±0.49Ac	3.36±0.12ABc
	W2	5.19±0.96Cb	8.74±0.22Ba	8.15±0.49Aa	4.60±1.42Ab	4.15±0.61Ab
	W3	2.43±0.48Dbc	3.02±0.51Db	5.07±0.65Ba	2.17±0.52Bbc	1.65±0.33Cc
气孔导度/(mmol m^{-2} s^{-1})	W0	5.39±0.58Bc	7.49±1.52Ab	11.53±0.75Aa	4.95±0.17Ac	4.21±0.52Ac
Stomatal conductance (*Gs*)	W1	6.07±0.89Abc	7.38±1.22Aab	8.50±1.60Ba	5.48±0.51Ac	4.50±0.51Ac
	W2	5.04±0.64Bb	5.53±0.49ABb	6.81±0.69Ba	3.88±0.22Bc	3.02±0.00Bc
	W3	2.87±0.23Cb	3.61±0.96Bb	4.52±0.49Ca	1.06±0.01Cc	1.03±0.00Cc
蒸腾速率/(mmol m^{-2} s^{-1})	W0	8.83±0.60Ab	11.84±1.65Aa	13.53±0.75Aa	8.41±0.91Ab	5.36±0.64Ac
Transpiration rate (*Tr*)	W1	6.53±0.76Bb	8.83±0.68Ba	9.52±0.22Ba	4.85±0.11Bc	3.00±0.24Bd
	W2	3.51±0.04Cc	4.72±0.54Cb	6.84±0.81Ca	2.49±0.07Cd	1.20±0.16Ce
	W3	1.20±0.25Db	2.73±0.59Da	3.32±0.54Da	1.55±0.33Db	1.26±0.40Cb
胞间 CO_2浓度 /(μmol/mol)	W0	352.58±23.11Ac	265.25±46.52Bd	223.45±4.67Cd	488.47±4.78Aa	436.20±2.82Ab
Intercellular CO_2	W1	359.74±57.73Aab	405.90±34.50Aa	417.73±31.42Aa	298.05±38.04Bb	202.57±32.88Dc
concentration (*Ci*)	W2	252.91±10.13Bb	261.96±18.49Bb	268.62±23.33Bb	248.29±34.32Cb	316.14±9.94Ba
	W3	203.24±3.67Cb	205.01±2.96Cb	261.90±16.21Ca	187.14±17.00Cbc	174.05±13.11Cc

数据为平均值±标准误;同一性状的同列不同大写字母表示干旱间差异显著($P<0.05$),同行不同小写字母表示遮阴间差异显著($P<0.05$);W0:水分充足,Enough moisture;W1:轻度干旱,Mild drought;W2:中度干旱,Moderate drought;W3:重度干旱,Severe drought

方差分析表明,遮阴或干旱对光合参数均有极显著影响($P<0.01$)(表 2)。由 *F* 值可见,遮阴影响顺序为 *Ci*>*Tr*>*Pn*>*Gs*,干旱影响顺序为 *Ci*>*Tr*>*Gs*>*Pn*。遮阴和干旱对光合参数有极显著协同作用($P<0.01$),协同作用为 *Tr*>*Ci*>*Pn*>*Gs*。遮阴为影响 *Pn* 的主要因子,干旱为影响 *Gs*、*Ci* 和 *Tr* 的主要因子,遮阴和干旱对 *Tr* 的协同作用最大。

表 2　光合指标差异的双因子方差分析

Table 2　Double factor variance analysis on photosynthetic parameters

项目 Item		光合速率 Photosynthetic rate (*Pn*)/(μmol m^{-2} s^{-1})	蒸腾速率 Transpiration rate (*Tr*)/(mmol m^{-2} s^{-1})	胞间 CO_2浓度 Intercellular CO_2 concentration (*Ci*)/(umol/mol)	气孔导度 Stomatal conductance (*Gs*)/(mmol m^{-2} s^{-1})
遮阴×干旱	*F*	6.422	30.737	8.603	3.818
Shading×Drought	*P*	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
遮阴 Shading	*F*	97.234	3.816	146.774	71.924
	P	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
干旱 Drough	*F*	82.585	99.167	412.961	92.355
	P	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001

F 值表示 *F* 检验的显著性,*F* 越大表示越显著,*P* 值表示概率值

2.2 遮阴和干旱对代谢指标的影响

遮阴、干旱和协同处理对 SS 和 PA 含量及 NR 活性有显著影响(P<0.05)(表 3)。遮阴下,SS 含量随遮阴度增大逐步降低,PA 含量逐步增加,NR 活性先增后减。10%遮阴使 PA 和 NR 显著增大;30%遮阴下 NR 显著高于其他遮阴;50%遮阴下 SS 和 NR 显著降低(P<0.05),PA 则达最大值。70%遮阴下 SS 显著低于其他遮阴,PA 无显著变化,NR 显著下降,但显著大于 CK(W0+0)。

干旱下,SS 和 PA 随干旱加重而增大,NR 活性先增后减。W1 下 SS 变化较小,PA 和 NR 则高于 W0;W2 下 SS 显著增加达最大值,PA 和 NR 进一步提高;W3 下 SS 无变化,PA 显著增加,NR 显著降低。

遮阴和干旱对糖代谢(SS)、呼吸作用(PA)和氮代谢(NR)有显著的协同作用(P<0.05)。遮阴可缓解干旱使 SS 和 NR 增加的幅度,加重干旱对 PA 增加的影响。干旱使遮阴下 SS 减小,使 PA 和 NR 增大。

表 3 遮阴和干旱对代谢指标的影响

Table 3 Effect of different shading and drought on metabolic index

指标 Index	干旱胁迫 Drought stress	遮阴度 Shade degree/%				
		0	10	30	50	70
可溶性糖/(mg/g)	W0	7.68±0.52Ba	6.84±0.62Bab	6.02±0.33Cab	5.41±0.22Bb	3.87±0.24Cc
Soluble sugar(SS)	W1	8.92±0.27Ba	6.72±1.30Bb	6.26±0.74BCb	6.87±0.17Bb	6.72±0.35Bb
	W2	12.19±0.62Aa	8.07±0.95ABb	7.89±0.24Bb	6.88±0.31Bcd	6.51±0.35Bd
	W3	11.95±0.47Aa	10.06±0.57Aab	9.23±0.87Ab	8.22±0.25Ab	7.79±0.12Ac
丙酮酸/(μg/g)	W0	4.12±0.12Dd	4.45±0.25Dc	6.02±0.96Cb	6.28±0.85Ca	6.24±0.81Ba
Pyruvic acid(PA)	W1	6.23±0.52Cc	6. 38±1.21Cc	7.53±1.75Bab	7.14±0.96BCb	7.82±1.13ABa
	W2	7.15±0.86Bc	8.24±1.27Ba	7.92±0.57Bb	7.96±1.32Bb	8. 38±1.05Aa
	W3	8.34±1.04Ab	9.01±0.66Aa	8.68±0.74Aa	8.71±2.02Aa	5. 23±0.96Cc
硝酸还原酶/(U/g)	W0	0.42±0.08Cd	0.51±0.14Cc	0.94±0.24Aa	0. 73±0.17Ab	0.54±0.11Bc
Nitrate reductase (NR)	W1	0.87±0.14Bb	0.96±0.08Ba	0.95±0.08Aa	0.68±0.06Ac	0.52±0.21Bd
	W2	1.36±0.52Aa	1.23±0.57Aa	0.83±0.14Bb	0. 72±0.18Ac	0.57±0.12Bd
	W3	0.43±0.08Cd	0.49±0.09Cd	0.63±0.21Cc	0. 75±0.24Ab	0.83±0.34Aa

方差分析表明,遮阴或干旱对 SS、PA 和 NR 有极显著影响(表 4)。遮阴影响顺序为 NR>PA>SS,干旱影响顺序为 NR>SS>PA。遮阴和干旱对 SS、PA 和 NR 有极显著协同影响(P<0.01),大小为 PA>NR>SS。干旱是影响代谢指标的主要因子,协同作用次之,遮阴较小。氮代谢受干旱或遮阴胁迫的影响最大,糖代谢次之,呼吸作用较小。

表 4 代谢指标和抗性指标差异的双因子方差分析

Table 4 Double factor variance analysis on metabolic index and resistance index

项目 Item		可溶性糖 Soluble sugar(SS) /(mg/g)	丙酮酸 Pyruvic acid(PA) /(μg/g)	硝酸还原酶 Nitrate reductase (NR) /(U/g)	超氧化物歧化酶 Superoxide dismutase activity(SOD)/($U\ min^{-1}\ g^{-1}$)	过氧化物酶 Peroxidase activity (POD)/($U\ min^{-1}\ g^{-1}$)	过氧化氢酶 Catalase activity (CAT)/($U\ min^{-1}\ g^{-1}$)
遮阴×干旱	*F*	21. 346	28. 853	24.355	3.634	2.583	4.197
Shading×Drought	*P*	<0.001	<0.001	<0.001	0.005	0.012	<0.001
遮阴 Shading	*F*	8.422	12.324	23.152	12.103	28.444	19.769
	P	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
干旱 Drought	*F*	57.241	39.525	71.224	56.220	29.979	17.485
	P	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001

2.3 遮阴和干旱对抗性指标的影响

遮阴、干旱和协同处理对 SOD、POD 和 CAT 活性有显著影响($P<0.05$)(表 5)。遮阴下,抗氧化酶活性随遮阴度增加先显著增加又显著降低。10%遮阴使 POD 显著增加;30%遮阴使 SOD 和 CAT 显著增加;50%遮阴下 POD 和 SOD 达最大值;遮阴度 10%—50%间 POD 和 CAT 无显著差异,70%遮阴下 SOD、POD 和 CAT 活性则显著下降。

干旱下,抗性指标随干旱度增加先显著增加又显著下降。W1 使 SOD 和 POD 显著增加($P<0.05$),W2 下 SOD、POD 和 CAT 显著增大到最大值,W3 下显著下降到 W0 水平。

遮阴和干旱对 SOD、POD 和 CAT 活性有显著协同作用($P<0.05$)。10%—30%遮阴提高了 W1 和 W2 下酶活性,提高了 W3 下 SOD 和 POD 活性。≥50 遮阴对干旱下的酶活性影响差异较大。重度遮阴和重度干旱协同作用使 SOD、POD 和 CAT 均显著下降,W3+70%下 SOD、POD 和 CAT 分别为 W0+0 的 73.08%、78.78%和 42.94%,为各自最大值的 35.06%、28.61%和 28.32%。

表 5　遮阴和干旱对抗性指标的影响

Table 5　Effect of different shading and drought on resistance index

指标 Index	干旱胁迫 Drought stress	遮阴度 Shade degree/% 0	10	30	50	70
超氧化物歧化酶/($U\ min^{-1}\ g^{-1}$) Superoxide dismutase activity(SOD)	W0	169.18±21.36Cc	187.36±17.35Bbc	212.24±15.52Bb	254.34±12.32BCa	207.12±24.27Bb
	W1	218.34±20.12Bb	261.34±21.53Aab	320.45±27.85Aa	284.34±24.35Bab	261.25±27.34Aab
	W2	301.25±22.34Aab	280.84±18.85 Ab	319.08±11.55Aa	352.65±34.17Aa	284.27±31.04Aab
	W3	132.58±9.54Cc	170.12±17.66Bbc	278.54±14.81Ba	219.64±22.41Cab	123.65±10.57Cc
过氧化物酶/($U\ min^{-1}\ g^{-1}$) Peroxidase activity (POD)	W0	292.34±27.13Cb	389.67±53.45BCa	401.37±33.52Ba	417.72B±18.64Ca	235.41±33.23Ab
	W1	385.62±30.24Bb	523.17±28.46Ba	579.17±51.34Aa	492.65±19.53Bab	240.75±32.07Ab
	W2	467.12±18.25Ab	710.52±25.65Aa	542.51±47.10Ab	561.74±33.55Ab	298.45±25.84Ac
	W3	298.67±41.25Cab	318.43±22.72Cab	388.62±24.57Ba	309.76±27.14Dab	230.32±34.08Ac
过氧化氢酶/($U\ min^{-1}\ g^{-1}$) Catalase activity (CAT)	W0	68.32±16.25Bb	73.21±19.52BCab	83.12±15.21ABa	77.32±17.32Aab	59.36±20.62Ac
	W1	71.28±20.34Bb	91.25±23.54Bab	107.32±20.54Aa	92.12±21.52Aab	47.12±8.95ABc
	W2	103.23±36.08Aa	125.64±39.05Aa	90.88±13.47Bb	50.08±18.06Bb	45.26±5.72ABb
	W3	62.56±12.25Ba	60.55±20.41Ca	61.17±18.05Ba	39.75±9.58Bb	29.24±8.64Bb

方差分析表明,遮阴或干旱对 SOD、POD 和 CAT 活性有极显著影响($P<0.01$)(表 4)。遮阴影响顺序为 POD>CAT>SOD,干旱影响顺序为 SOD>POD>CAT。遮阴和干旱协同处理对 POD 有显著影响,对 SOD 和 CAT 有极显著影响,协同作用大小为 CAT>SOD>POD。干旱是影响抗性指标的主要因子,遮阴次之,协同作用较小。SOD 受干旱影响大于遮阴,POD 和 CAT 受遮阴和干旱影响差异较小。

2.4 遮阴和干旱对受伤害指标的影响

遮阴、干旱和协同处理对 MDA、Pro、SP 和H_2O_2含量有显著影响($P<0.05$)(表 6)。遮阴下,MDA、Pro、SP 和H_2O_2含量随遮阴度增大逐步上升。10%遮阴使 Pro 含量显著增加,30%遮阴使 MDA 和H_2O_2含量显著增加($P<0.05$);50%遮阴下 MDA 和 Pro 含量显著大于≤30%遮阴($P<0.05$);70%遮阴时 MDA、Pro、SP 和H_2O_2含量均达最大值。

干旱下,MDA、Pro 和H_2O_2含量随干旱度增加逐步上升,SP 含量先增后降。W1 时 MDA、Pro、SP 和H_2O_2含量显著大于 W0($P<0.05$),W2 时H_2O_2和 Pro 含量显著高于 W1,MDA 和 SP 与 W1 下无显著差异;W3 下 MDA 和H_2O_2含量显著大于 W1 和 W2,SP 含量显著低于 W1 和 W2,Pro 含量与于 W1 和 W2 下无显著差异。

遮阴和干旱对 MDA、Pro、SP 和H_2O_2含量有显著协同作用($P<0.05$)。遮阴加重了干旱使 MDA、Pro 和H_2O_2含量上升的影响,干旱加重遮阴对 MDA、Pro 和H_2O_2含量的影响,遮阴对干旱下 SP 含量影响较小。≥30 遮阴对干旱下受伤害指标的影响大于 10%遮阴。W2+30%下 SP 含量达最大值,W2+70%下 Pro 含量达最大

值。重度遮阴和重度干旱使 MDA、Pro 和H_2O_2含量显著增加,W3+70%下 MDA、Pro 和H_2O_2含量分别为 W0+0 的 7.74、1.84、4.31 倍。

表 6 遮阴和干旱对受伤害指标的影响

Table 6 Effect of different shading and drought on injury-related index

指标 Index	干旱胁迫 Drought stress	遮阴度 Shade degree/%				
		0	10	30	50	70
丙二醛/(μmol/g)	W0	9.97±1.03Cc	9.23±0.85Cc	21.76±5.34Cb	33.18±1.64Ca	35.09±9.03Ca
Malondialdehyde(MDA)	W1	20.05±8.25Bc	16.12±1.69BCc	33.08±6.17Bb	42.32±4.22BCb	54.27±12.15BCa
	W2	26.12±3.95Bcd	23.15±3.54ABd	26.32±8.02Cd	50.12±6.37ABb	68.25±8.67ABa
	W3	52.02±13.74Ab	52.04±8.52Ab	54.17±11.33Ab	63.12±8.04Aab	77.21±11.25Aa
游离脯氨酸/(μg/g)	W0	5.62±0.08Bc	8.45B±1.08Cc	8.53±1.08Bc	9.08±1.09ABb	10.64±1.75Ba
Free Proline content(Pro)	W1	9.17±0.95Ab	10. 38±5.31Bab	11.57±2.11Aa	10.11±0.54ABab	11.21±2.01ABa
	W2	9.05±0.22Ab	11.24±4.33Ab	11.92±3.75Ab	11.98±2.11Ab	12.83±0.85Aa
	W3	9.34±0.24Aa	8.24±2.27Cb	8.64±0.74Ba	8.91±0.96Ba	10.32±3.02Ba
可溶性蛋白/(mg/g)	W0	16.52±5.36Bc	17.51±5.33Bb	19.64±2.75Bab	22.34±5.04BCa	22.56±8.04BCa
Soluble protein(SP)	W1	22.17±2.74Ab	24.36±4.17Aab	22.95±0.85Bab	28.18±3.74ABa	27.32±2.08ABa
	W2	24.06±5.18Aa	26.25±3.78Aa	31.85±4.12Aa	29.87±2.52Aa	29.27±7.11Aa
	W3	15.43±2.17Ba	15.48±4.62Ba	17.33±3.20Ba	17.52±1.27Ca	16.86±5.36Ca
过氧化氢/(mmol/g)	W0	172.62±20.65Dc	176.24±28.14Bc	326.27±42.04Cb	517.65±86.32Cab	543.35±23.54Ca
Hydrogen peroxide(H_2O_2)	W1	248.42±40.35Cc	186.27±37.05Bd	367.81±31.74BCb	614.37±27.48Ba	616.12±87.41Ba
	W2	412.55±18.69Bb	189.34±11.42Bc	417.24±17.52Bb	651.82±33.42Ba	627.15±56.74Ba
	W3	613.24±87.61Aab	485.76±40.07Ac	598.57±45.37Ab	728.42±96.41Aa	743.97±20.84Aa

方差分析表明,遮阴或干旱对 MDA、Pro、SP 和H_2O_2含量有极显著影响($P<0.01$)(表 7)。遮阴影响顺序为H_2O_2>MDA>Pro>SP,干旱影响顺序为H_2O_2>MDA>SP>Pro。遮阴和干旱对 SP 无协同作用,对 Pro 有显著协同作用,对H_2O_2和 MDA 有极显著协同作用($P<0.01$),作用大小为H_2O_2>MDA>Pro>SP。干旱是影响细胞膜伤害指标的主要因子,遮阴次之,协同作用较小。干旱对H_2O_2、Pro 和 SP 的影响大于遮阴,遮阴对 MDA 影响大于干旱。

表 7 受伤害指标差异的双因子方差分析

Table 7 Double factor variance analysis on injury-related index

项目 Item		丙二醛 Malondialdehyde(MDA)/(μmol/g)	游离脯氨酸 Free Proline content(Pro)/(μg/g)	可溶性蛋白 Soluble protein(SP)/(mg/g)	过氧化氢 Hydrogen peroxide(H_2O_2)/(mmol/g)
遮阴×干旱	*F*	3.258	2.005	1.116	25.358
Shading×Drought	*P*	0.001	0.050	0.372	<0.001
遮阴 Shading	*F*	53.215	12.717	7.260	85.621
	P	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
干旱 Drought	*F*	45.778	20.008	44.048	212.564
	P	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001

3 讨论

3.1 遮阴和干旱与光合作用的关系

光是植物生命活动的原初能量和动力来源,也是诱导、促进与调控植物的生长发育的基本信号。植物通过抬高叶片位置、变薄叶片厚度、增大叶片面积、改变叶片张角[10-13]、增加叶绿素含量,降低光补偿点、光饱和点和暗呼吸率等适应策略[14-15],增加遮阴下捕获光能和提升光合效益的能力。遮阴不仅降低光照强度和光

照时间,也改变了微生境的气温、土温和叶表温度,空气湿度、土壤水分含量及叶片蒸腾速率等因素,影响了叶片的气孔大小、光合色素含量及光敏度和光响应能力,致使光合能力受到遮阴的影响[16]。遮阴下莨草叶性状、叶绿素含量、光响应能力发生变化[6],对莨草 *Pn*、*Tr*、*Ci* 和 *Gs* 等光合参数有显著影响。遮阴度引起莨草的叶绿体、气孔等自身微结构及温湿度等微生境产生差异,使 *Tr* 和 *Gs* 更易受遮阴影响。30%遮阴下 *Pn*、*Tr* 和 *Gs* 达最大值,表明莨草属喜阴植物。水是植物生命之源,是物质合成、转化和运输的重要载体。干旱直接影响物质和能量的吸收与合成及在功能间的分配,间接使叶片结构、色素含量、激素和酶活性发生变化,从而影响光合物质基础和光合效率。植物通过减少叶数量和叶面积、降低叶片位置[17-20]、关闭气孔等方式降低水分蒸发,通过改变光合器官和光合色素活性[21-23]及光电子传递方式[24],提高吸收和转化光能效率和水分利用效率[25]应对干旱胁迫。本试验中,轻度干旱显著提高了 *Pn* 和 *Gs*,中重度干旱使 *Pn*、*Tr*、C_i 和 *Gs* 显著降低,与短期或轻度干旱使光合作用降低[26]的观点不符,符合适度干旱可提高植物的光合能力[27-28],表明莨草具有较强的抗旱性。适度遮阴和适度干旱协同作用可提高莨草的光合能力,重度干旱和重度遮阴协同作用则显著降低了莨草的光合参数。W3+70%下光合速率仅为 CK 的 20%,但植株不仅存活且无衰老表现,或许莨草采取了更为复杂的系统性光合策略,在水分和光照同时受限下,莨草调控光合作用及维持生长的机理,待于深入研究。

3.2　遮阴和干旱与物质代谢的关系

可溶性糖(SS)是碳水化合物代谢、暂时贮藏和运输的主要型式,也是呼吸作用的主要底物,与植物的抗性有密切关系。遮阴或干旱对 SS 含量的影响,因植物种类、生长阶段、测定器官、胁迫强度和持续时间等不同[16-18]。本试验中,SS 含量随遮阴或干旱变化与 P_n 变化趋势不同,表明遮阴或干旱不仅通过光合作用影响糖代谢,也通过 SS 的合成或分解、运转和累积,影响呼吸作用和细胞渗透压。随遮阴或干旱加重,PA 含量显著上升,表明呼吸作用为抵御伤害提供能量。遮阴下 SS 含量减小和 PA 含量增大,SS 主要参与呼吸作用。干旱下 SS 和 PA 含量同时增加,SS 不仅参与呼吸作用,还要参与调节渗透压以维持细胞的完整性。硝酸还原酶(NR)对无机氮的还原、同化和氨基酸、蛋白质的合成等氮代谢过程起关键的调控作用[29],氮代谢与糖代谢和呼吸作用密切相关[30]。遮阴或干旱下 NR 活性与 SS 和 PA 含量变化趋势不一致,氮代谢与糖代谢和呼吸作用同步性较差。或许胁迫条件下,氮代谢主要参与维持生命运转的遗传物质和生理活性物质合成,而降低了与糖代谢和呼吸作用的相关性。遮阴或干旱下 NR 活性存在显著的阈值效应,超过范围的遮阴或干旱胁迫使 NR 活性下降。遮阴和干旱对莨草物质代谢有显著协同作用,使糖代谢和氮代谢比单一胁迫有所降低,但显著提高了呼吸作用。生境胁迫对糖代谢、氮代谢及呼吸作用的影响是极其复杂的系统性过程,本文通过 SS 和 PA 含量及 NR 活性变化,仅说明胁迫强度对莨草代谢速度的影响,表明遮阴和干旱对糖代谢、氮代谢及呼吸作用的有协同影响,但难以论述和推断 NR 活性、SS 和 PA 含量与具体代谢过程的关系,与代谢速度与生长发育及抗逆性之间的关系。

3.3　遮阴和干旱与抗氧化酶活性

正常植物细胞内自由基的产生和清除处于动态平衡状态。当受到生境胁迫时,代谢速度加快引起活性氧积累,抗氧化系统则提高清除自由基酶的活性。SOD 主要使 O^{2-} 转化为 H_2O_2 和 O_2,POD 和 CAT 将 H_2O_2 分解为 H_2O,三者共同协调作用消除过多的活性氧保护植物免受伤害[31-32]。SOD、POD 和 CAT 活性的变化顺序和增长幅度受植物抗性、植物种类、胁迫强度等诸多因素的影响。本试验中,10%遮阴或轻度干旱使 POD 显著增加,说明 POD 活性易受胁迫诱导。50%遮阴或中度干旱使 SOD、POD 和 CAT 均活性达最大值,表明莨草抗氧化酶系统有显著的阈值限制,难以清除 70%遮阴或重度干旱下产生的活性氧。遮阴与干旱对莨草的胁迫机理不同,导致糖代谢、氮代谢及呼吸作用强度不同,代谢中产生活性氧的种类与数量差异,使遮阴对抗氧化酶系统的影响为 POD>CAT>SOD,干旱的影响顺序为 SOD>POD>CAT。遮阴和干旱对 SOD、POD 和 CAT 活性有显著协同作用,10%—30%遮阴提升干旱下莨草抗氧化酶的活性,≥50 遮阴对干旱度下莨草的 SOD、POD 和 CAT 活性影响表现出多样化,表明遮阴和干旱共同处理使抗氧化酶系统作用过程更加复杂。20 个遮阴和

干旱协同作用下,莨草抗氧化酶活性存在数倍差异,SOD、POD 和 CAT 活性相互此消彼长,使抗氧化酶总量维持较高水平,说明莨草具有极其强大的抗氧化酶系统及适应环境能力。

3.4 遮阴和干旱与细胞膜完整性的关系

当产生的活性氧超过保护酶系统的清除能力,引起细胞膜透性增大、大分子生命物质受损,导致植物生理紊乱和功能受伤。随遮阴或干旱胁迫加重,莨草体内H_2O_2含量急剧上升约 5 倍,而抗氧化酶活性仅增 2 倍左右,导致活性氧大量累积对细胞膜造成伤害。植物通过生理生化变化,积累有机小分子物质,降低细胞内的渗透势,保护细胞膜的完整性[33]。可溶性糖(SS)、可溶性蛋白(SP)、游离脯氨酸(Pro)和丙二醛(MDA)是减轻逆境伤害的渗透调节物质,几种物质的来源与作用机理不尽相同。SS 和 SP 既是营养物质也能提高细胞的保水能力和调节组织渗透势,对生命物质及生物膜起保护作用,SS 和 SP 受光合生产、碳代谢及氮代谢的共同影响[32]。随遮阴度增大 SS 含量减少、SP 含量增加,表明氮代谢对遮阴下莨草的渗透势调节贡献比糖代谢更大。轻中度干旱时 SS 和 SP 含量同步增加,重度干旱时 SP 含量急剧下降,说明干旱下糖代谢比氮代谢对渗透压的调节能力更强。Pro 对稳定原生质胶体、生物大分子结构及组织内的代谢过程、降低细胞酸性和凝固点、防止细胞脱水、解除氨毒及调节细胞氧化还原势等方面起重要作用,Pro 含量明显受植物抗性的影响[34-35]。莨草中 Pro 含量随遮阴和干旱度增大逐步显著增加,表明强胁迫下 Pro 充当重要的渗透调节物质。遮阴和干旱对 SS 和 Pro 有显著协同作用,对 SP 无协同作用,表明渗透性物质产生与累积是相当独立的复杂过程。MDA 是膜脂过氧化最重要的产物,MDA 随遮阴和干旱度增加而不断增大,反映出胁迫越大对膜系统受损越大。本试验发现,遮阴或干旱或协同处理使莨草中H_2O_2含量快速提高,虽抗氧化酶系统和渗透调节系统积极响应清除自由基以维持细胞完整性,但 MDA 对胁迫的敏感度与提升量高于 Pro、SP 和 SS 等调节物质,遮阴和干旱对H_2O_2和 MDA 有极显著协同作用,使细胞膜损伤度随协同胁迫组合加重而加大。虽一定范围的遮阴和干旱叠加处理,可提高莨草细胞中 Pro、SS 和 SP 等维持渗透压物质的含量,以减少对细胞的伤害,但同时也提高了H_2O_2和 MDA 含量,可见胁迫生境对细胞膜有不可逆性的伤害。

4 结论

遮阴和干旱对莨草光合作用、物质代谢、抗性系统和细胞膜完整性有极显著协同作用。莨草可依据遮阴和干旱的胁迫程度,通过调整光合参数,充分利用有限光照和水分资源完成光合作用,为植株生长发育提供能量。通过改变糖代谢、氮代谢及呼吸作用速度,使物质与能量在生长发育和抵御胁迫功能间进行分配。通过激活抗氧化酶系统及酶活性,改变渗透压物质组成与含量,减少胁迫伤害和保持细胞完整性。莨草具有极强的抗旱性和耐阴性,通过光合策略、代谢策略、抗性策略使植株能逐步适应或应对生境胁迫,适度遮阴和干旱利于莨草生长发育,重度遮阴和重度干旱虽可存活,但对细胞膜有不可逆的潜在伤害。遮阴和干旱对生理代谢及抗性系统影响的协同作用,提高了莨草的抗逆潜力和生态适应能力。

参考文献(References):

[1] 赵艳, 蔡捡, 李莹, 刘金平. 3 种冷季型草坪草对温度与遮荫协同作用响应的差异性分析. 草业与畜牧, 2015, (2): 28-33.
[2] 赵燮京, 刘定辉. 四川紫色丘陵区旱作农业的土壤管理与水土保持. 水土保持学报, 2002, 16(5): 6-10, 16-16.
[3] 刘金平. 坡度对野生莨草分株特征及生殖分配的影响. 草业科学, 2013, 30(10): 1602-1607.
[4] 曾晓琳, 王大伟, 刘金平, 王思思, 范宣. 坡向对 3 种冷季型草坪草表观性状及叶绿素含量的影响. 草业科学, 2015, 32(11): 1823-1831.
[5] 刘金平, 张海燕. 南充地区野生莨草种质资源形态多样性研究. 安徽农业科学, 2008, 36(12): 4926-4928.
[6] 张小晶, 蔡捡, 刘金平, 李莹, 曾晓琳. 不同遮阴度对莨草构件性状和生物量分配影响的差异性分析. 西南农业学报, 2015, 28(6): 2720-2725.
[7] 周旭, 齐代华, 蒋宣斌, 贺丽, 闵鹏, 梁洪海, 卢峰. 不同程度石漠化生境中矛叶莨草 *Arthraxon prionodes* 茎形态适应性研究. 西南大学学报: 自然科学版, 2016, 38(11): 40-49.
[8] 刘金平, 范宣, 游明鸿, 王思思, 宗人旭. 老芒麦种子发育过程中生殖枝中糖分、丙酮酸含量及硝酸还原酶活性变化. 草业学报, 2016,

25(5): 69-77.

[9] 王学奎. 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社, 2006: 176-286.

[10] Ferree D C, McArtney S J, Scurlock D M. Influence of light on fruit set of French hybrid grapes. HortScience, 1998, 33(3): 510-511.

[11] Bell G E, Danneberger T K, Mcmahon M J. Spectral irradiance available for turfgrass growth in sun and shade. Crop Science, 2000, 40(1): 189-195.

[12] 陶建平, 钟章成. 光照对苦瓜形态可塑性及生物量配置的影响. 应用生态学报, 2013, 14(3): 336-340.

[13] 张哲, 杜桂娟, 马凤江, 杨姝, 刘洋. 遮阴对5种豆科牧草形态和生理指标影响的初探. 草业科学, 2011, 28(7): 1296-1300.

[14] 尹慧, 安莹, 陈雅君, 陈阳, 孙佳林, 李静静, 李艳侠. 不同遮阴强度下白三叶形态特征和生长动态. 中国草地学报, 2015, 37(5): 86-91.

[15] 张会慧, 张秀丽, 许楠, 贺国强, 金微微, 岳冰冰, 李鑫, 孙广玉. 外源钙对干旱胁迫下烤烟幼苗光系统Ⅱ功能的影响. 应用生态学报, 2011, 22(5): 1195-1200.

[16] 王艺, 韦小丽. 不同光照对植物生长、生理生化和形态结构影响的研究进展. 山地农业生物学报, 2010, 29(4): 353-359, 370-370.

[17] 王齐, 孙吉雄, 安渊. 水分胁迫对结缕草种群特征和生理特性的影响. 草业学报, 2009, 18(2): 33-38.

[18] 金不换. 干旱胁迫对不同品种早熟禾形态和生理特性影响的研究[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2009.

[19] 刘金平, 游明鸿, 段婧, 张丽慧. 水分胁迫下雌雄异株植物葎草繁殖策略的可塑性调节. 草业学报, 2015, 24(3): 226-232.

[20] 温翠平, 李威, 漆智平, 唐树梅. 水分胁迫对王草生长的影响. 草业学报, 2012, 21(4): 72-78.

[21] 张金政, 张起源, 孙国峰, 何卿, 李晓东, 刘洪章. 干旱胁迫及复水对玉簪生长和光合作用的影响. 草业学报, 2014, 23(1): 167-176.

[22] 赵瑾, 白金, 潘青华, 金洪. 干旱胁迫下圆柏不同品种(系)叶绿素含量变化规律. 中国农学通报, 2007, 23(3): 236-239.

[23] 陈暮初. 朱砂根种子萌发生理及苗木对干旱和光照胁迫的生理响应[D]. 雅安: 四川农业大学, 2009.

[24] 韩刚, 赵忠. 不同土壤水分下4种沙生灌木的光合光响应特性. 生态学报, 2010, 30(15): 4019-4026.

[25] 陆燕元, 马焕成, 李昊民, 邓西平. 土壤干旱对转基因甘薯光合曲线的响应. 生态学报, 2015, 35(7): 2155-2160.

[26] Dai Y J, Shen Z G, Liu Y, Wang L L, Hannaway D, Lu H F. Effects of shade treatments on the photosynthetic capacity, chlorophyll fluorescence, and chlorophyll content of *Tetrastigma hemsleyanum* diels et gilg. Environmental and Experimental Botany, 2009, 65(2): 177-182.

[27] 邓云鹏, 雷静品, 潘磊, 王晓荣. 不同种源栓皮栎光响应曲线的模型拟合及参数比较. 生态学杂志, 2016, 35(2): 387-394.

[28] 王永健, 方兴, 钟章成. 不同生境对蝴蝶花花部与果实特征的影响. 生态学报, 2010, 30(17): 4628-4635.

[29] 马春晖, 韩建国, 孙洁峰, 王栋. 结缕草种子发育过程中生理生化变化的研究. 草业学报, 2009, 18(6): 174-179.

[30] Ching T M, Crane J M, Stamp D L. Adenylate energy pool and energy charge in maturing rape seeds. Plant Physiology, 1974, 54(5): 748-751.

[31] de Azevedo Neto A D, Prisco J T, Enéas-Filho J, de Abreu C E B, Gomes-Filho E. Effect of salt stress on antioxidative enzymes and lipid peroxidation in leaves and roots of salt-tolerant and salt-sensitive maize genotypes. Environmental and Experimental Botany, 2006, 56(1): 87-94.

[32] 李霞, 阎秀峰, 于涛. 水分胁迫对黄檗幼苗保护酶活性及脂质过氧化作用的影响. 应用生态学报, 2005, 16(12): 2353-2356.

[33] Ramanjulu S, Bartels D. Drought-and desiccation-induced modulation of gene expression in plants. Plant, Cell and Environment, 2002, 25(2): 141-151.

[34] 唐钢梁, 李向义, 林丽莎, 李磊, 鲁建荣. 骆驼刺在不同遮阴下的水分状况变化及其生理响应. 植物生态学报, 2013, 37(4): 354-364.

[35] 刘红云, 梁宗锁, 刘淑明, 董娟娥. 持续干旱及复水对杜仲幼苗保护酶活性和渗透调节物质的影响. 西北林学院学报, 2007, 22(3): 55-59.